

<b>ÉPREUVE COMMUNE DE TIPE 2011 - Partie D</b>
--

**TITRE :**

<b>Modèles de Leslie</b>
--------------------------

Temps de préparation : .....2 h 15 minutes  
 Temps de présentation devant les examinateurs : .....10 minutes  
 Dialogue avec les examinateurs : .....10 minutes

**GUIDE POUR LE CANDIDAT :**

Le dossier ci-joint comporte au total : 12 pages  
 Document principal (12 pages, dont celle-ci) ; annexe : 0 page

Travail **suggéré** au candidat :

- Expliquer et illustrer les modèles de Leslie, en rendant l'exposé accessible autant que possible à un auditoire novice en mathématiques.
- Expliquer en quoi le théorème de Perron-Frobenius permet de déterminer le comportement asymptotique du modèle. En particulier, où rentre-t-il en jeu pour l'analyse mathématique du paragraphe 4.1 ?
- Expliquer les notions d'irréductibilité et de primitivité en explicitant les liens entre les définitions données et les remarques qui se rapportent aux graphes de cycles de vie. Ces hypothèses sont-elles trop contraignantes ?
- Discuter de la pertinence des choix de modélisation (structure en classes d'âge, paramètres choisis, etc.) dans l'optique d'application à des cas concrets.

**Attention :** si le candidat préfère effectuer un autre travail sur le dossier, il lui est **expressément recommandé** d'en informer le jury avant de commencer l'exposé.

**CONSEILS GENERAUX POUR LA PREPARATION DE L'EPREUVE :**

- \* Lisez le dossier en entier dans un temps raisonnable.
- \* Réservez du temps pour préparer l'exposé devant les examinateurs.
- Vous pouvez écrire sur le présent dossier, le surligner, le découper ... mais tout sera à remettre aux examinateurs en fin d'oral.
- En fin de préparation, rassemblez et ordonnez soigneusement TOUS les documents (transparents, etc.) dont vous comptez vous servir pendant l'oral, ainsi que le dossier, les transparents et les brouillons utilisés pendant la préparation. En entrant dans la salle d'oral, vous devez être prêt à débiter votre exposé.
- A la fin de l'oral, vous devez remettre aux examinateurs le présent dossier. Tout ce que vous aurez présenté aux examinateurs pourra être retenu en vue de sa destruction.

# Modèles de Leslie

## 1 Introduction

Le modèle de Leslie est un modèle démographique dont l'utilisation est très répandue en dynamique des populations. Il s'agit d'un outil utilisé pour tenter de prédire l'évolution du nombre d'individus, du taux de croissance ou encore de la composition de cette population. Ce modèle a été introduit par P.H. Leslie en 1945. Ce dernier avait critiqué le fait que dans les modèles précédents, les taux de fécondité et de survie étaient constants parmi tous les individus de la population considérée, alors que ceux-ci varient en fonction de l'âge ou du stade de développement des individus. Ainsi par exemple dans le cas d'une population de poissons, les œufs, larves et adultes n'ont pas le même taux de natalité, ni le même taux de mortalité. Il avait donc proposé un nouveau type de modèle simple structuré en classes d'âge et proposé un exemple numérique sur une population imaginaire de rats bruns *rattus norvegicus*. L'utilisation de ce type de modèle s'est ensuite répandue parmi les démographes ou écologistes, car il est bien adapté aux méthodes de comptage ou de recensement des individus, et son utilisation fait appel à des outils mathématiques relativement simples. La dynamique asymptotique peut être critiquée, mais ce modèle peut cependant servir à déterminer si une espèce introduite dans un nouvel environnement peut survivre.

## 2 Modèles discrets de populations

Le modèle de croissance de population le plus simple est le modèle malthusien. On se place dans le cas où le temps a été discrétisé : il a été découpé en pas de temps de mêmes durées. Si  $n_t$  représente la taille de la population (nombre d'individus) au pas de temps  $t$ , celle au pas de temps  $t + 1$  est donnée par l'équation

$$n_{t+1} = rn_t. \quad (1)$$

Étant donnée une population initiale  $n_0$  à  $t = 0$ , la taille de la population évolue de manière exponentielle. Si  $r < 1$ , la population finit par s'éteindre, alors que si  $r > 1$ , la population croît indéfiniment. Ce modèle est beaucoup trop simpliste, et n'est donc pas utilisé tel quel. On peut lui reprocher principalement de prédire une population dont la taille tend vers l'infini alors que les ressources disponibles dans un environnement limitent en fait la taille possible de la population. De même, il ne peut pas prendre en compte une structure interne à la population. Le modèle de Leslie permet de prendre en compte la composition de la population pour remédier au second point. Le modèle de Leslie est un modèle mathématique discret de croissance d'une population. Cette population peut être structurée en classes d'âge (par exemple pour les populations humaines), ou en stades évolutifs de même durée (par exemple œufs, larves, adultes pour certains insectes). La durée passée par un individu dans une classe d'âge ou stade évolutif correspond à celle d'un pas de temps. Par exemple, si chaque pas de temps correspond à un an, les classes d'âges choisies seront : 0-1 an, 1-2 ans, 2-3 ans, etc. Dans les modèles précédents, la taille de la population à un pas de temps  $t$  est donnée par un scalaire  $n_t$ . La population peut cependant être décrite plus finement

à l'aide d'un vecteur population pour représenter cette structuration en classes. Lorsque la population peut être divisée en  $p$  classes, le vecteur population  $\mathbf{n}_t \in \mathbb{R}^p$  au pas de temps  $t$  est donné par

$$\mathbf{n}_t = \begin{pmatrix} n_{1,t} \\ \vdots \\ n_{p,t} \end{pmatrix}. \quad (2)$$

où pour tout  $i \in \{1, \dots, p\}$ ,  $n_{i,t}$  représente l'effectif de la population dans la classe  $i$  à la pas de temps  $t$ . Ainsi pour certaines populations d'insectes,  $n_{1,t}$ ,  $n_{2,t}$  et  $n_{3,t}$  représenteront respectivement le nombre d'individus dans les stades larvaire, adulte non reproducteur et adulte reproducteur au pas de temps  $t$ .

Cette représentation permet de prendre en compte des paramètres de fécondité et de survie. En général, seules les femelles sont prises en compte dans les modèles de Leslie : la paternité n'est en générale pas connue, et donc le nombre de descendants par mâle ne peut pas être mesuré aisément. La dynamique d'une telle population peut être représentée par un graphe de cycle de vie (figure 1) dont les nœuds sont les différentes classes d'âge. Entre chaque pas de temps, une proportion  $s_i \in ]0, 1]$  d'individus survit et passe de la classe  $i$  à la classe  $i+1$ . Ce passage est représenté par un arc qui part du nœuds  $i$  et qui va au nœud  $i+1$ . De même, à chaque pas de temps, chaque individu de la classe  $i$  donne naissance à  $f_i \geq 0$  individus. Ceci est représenté par un arc entre les nœuds  $i$  et 1. Le nombre de naissances dues aux individus de la classe  $i$  est donc  $f_i n_{i,t}$ . Les nouveaux individus apparaissent dans la classe 1.

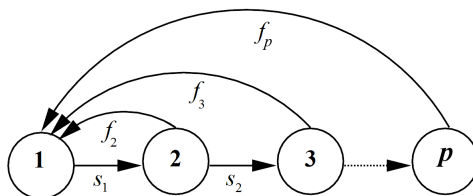


FIGURE 1 – Exemple de graphe de cycle de vie pour  $p = 4$  dans le cas où  $f_1 = 0$  (la première classe d'âge ne se reproduit pas car les individus sont trop jeunes).

L'état de la population au pas de temps  $t+1$  en fonction de celle à l'instant  $t$  est donné par l'équation suivante :

$$\mathbf{n}_{t+1} = L\mathbf{n}_t, \quad (3)$$

où  $L \in M_p(\mathbb{R})$  est la matrice

$$\begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_p \\ s_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & s_2 & & \vdots \\ \vdots & & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & s_{p-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (4)$$

La matrice  $L$  est appelée *matrice de Leslie*. Elle est composée des taux de fécondité sur la première ligne, des taux de survie sur la sous-diagonale, et de 0 partout ailleurs. Les transitions représentées sur le cycle de vie correspondent aux éléments non nuls de la matrice de Leslie. Ainsi, si une transition est représentée entre une classe  $i$  et une classe  $j$ , l'élément  $L_{ji}$  sera non nul et prendra la valeur attribuée à la transition sur le graphe. On a vu que dans le modèle de Leslie, les durées des classes d'âge considérées correspondent à celles des pas de temps du modèle. Ainsi à chaque pas de temps, tous les individus d'une classe d'âge qui survivent passent à la suivante. Des évolutions de ce modèle permettent de prendre en compte des classes de taille variable, ou bien de prendre des classes de poids (ce qui est courant pour certains poissons). Dans ce cas, des individus peuvent rester dans la même classe d'un pas de temps à l'autre. On ajoute alors des termes sur la diagonale de la matrice de Leslie. Le modèle peut également inclure simplement une classe finale plus grande que les autres. On peut par exemple mettre dans une même classe tous les individus trop âgés pour se reproduire.

Dans ce type de modèle, les effectifs de chacune des classes évoluent différemment, mais pas indépendamment les uns des autres. Deux questions se posent quant à la dynamique proposée :

- Peut-on caractériser l'évolution de la population totale (ou celle de chaque classe) ?
- Étant donnée une distribution initiale entre les différentes classes (répartition des individus entre les différentes classes d'âge), comment celle-ci va-t-elle évoluer au cours du temps ?

Dans la suite, nous utiliserons la norme  $\|\cdot\|_1$  sur  $\mathbb{R}^p$ . Ainsi, en posant  $n_t = \|\mathbf{n}_t\|_1$ ,  $n_t$  représentera la population totale, toutes classes d'âge confondues, et on aura  $n_t = n_{1,t} + \dots + n_{p,t}$ .

### 3 Étude du modèle de Leslie

À partir de la formule de récurrence (3), on peut déterminer l'état  $\mathbf{n}_t$  de la population à l'instant  $t$  à partir de celle à l'instant initial  $\mathbf{n}_0$  par la formule suivante :

$$\mathbf{n}_t = L^t \mathbf{n}_0. \quad (5)$$

Il apparaît donc que le comportement asymptotique de la population est lié aux propriétés de la matrice  $L$ , et plus particulièrement à ses éléments propres (valeurs propres et vecteurs propres).

#### 3.1 Quelques définitions

**Définition 1** Une matrice  $M$  dans  $M_p(\mathbb{R})$  est dite *positive* (resp. *strictement positive*) et on note  $M \geq 0$  (resp.  $M > 0$ ) si tous ses coefficients sont positifs ou nuls (resp. strictement positifs).

**Définition 2** Une matrice  $M$  dans  $M_p(\mathbb{R})$  est dite *réductible* s'il existe une matrice de permutation  $P_\sigma$  et trois matrices  $A$ ,  $B$  et  $C$  telles que :

$$P_\sigma^{-1} M P_\sigma = \begin{pmatrix} A & 0 \\ B & C \end{pmatrix}, \quad (6)$$

où  $A$  est une matrice carrée de taille  $q \times q$  à coefficients dans  $\mathbb{R}$  telle que  $1 \leq q \leq p - 1$ . Une matrice non réductible est dite irréductible.

110 **Remarque 1** Une matrice est irréductible si et seulement si pour tous  $i, j \in \{1, \dots, p\}$ , il existe un chemin qui relie le nœud  $i$  au nœud  $j$  dans le graphe du cycle de vie correspondant.

La figure 2 représente un cycle de vie associé à une matrice réductible.

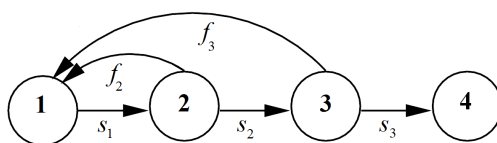


FIGURE 2 – Exemple de graphe de cycle de vie associé à une matrice réductible.

**Définition 3** Une matrice positive  $M$  dans  $M_p(\mathbb{R})$  est dite primitive s'il existe  $k \in \mathbb{N}$  tel que  $M^k$  soit strictement positive.

115 **Remarque 2** Une matrice primitive est irréductible.

**Définition 4** Un cycle est une suite de sommets  $\{S_1, \dots, S_k\}$  telle que deux sommets consécutifs sont reliés par un arc, et telle que le dernier sommet est relié au premier par un arc. La longueur d'un cycle est le nombre d'arcs traversés (ou encore le nombre de sommets). Sur la figure 1,  $\{1, 2, 3\}$  est un cycle de longueur 3.

120 **Remarque 3** Une matrice irréductible est primitive si le plus grand dénominateur commun de la longueur des cycles dans le graphe de cycles de vie est 1.

Pour  $p \geq 3$ , la matrice correspondant au cycle de vie présenté en figure 1 est primitive : le graphe possède au moins deux cycles  $\{1, 2\}$  et  $\{1, 2, 3\}$  de longueurs respectives 2 et 3. Le plus grand dénominateur commun est donc 1. La figure 3 présente deux exemples de graphes associés à des matrices non primitives.

125

### 3.2 Théorème de Perron-Frobenius

L'analyse d'un modèle de Leslie repose sur ce théorème qui donne quelques propriétés majeures des éléments propres de la matrice  $L$ . La démonstration de ce théorème ne sera pas présentée ici.

130 **Théorème (Perron-Frobenius)** Soit  $M$  une matrice carrée positive et primitive. Alors il existe une valeur propre  $\lambda$  de  $A$  qui vérifie les propriétés suivantes :

*i)*  $\lambda$  est réelle et  $\lambda > 0$  ;

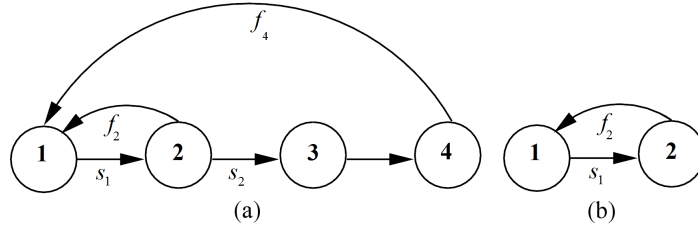


FIGURE 3 – Exemples de graphes de cycles de vie associés à des matrices non primitives.

- ii)*  $\lambda$  est associée à un vecteur propre strictement positif;
- iii)* l'espace propre associé à  $\lambda$  est de dimension 1;
- iv)* Pour toute valeur propre  $\lambda'$  de  $L$ , on a  $|\lambda'| < \lambda$ .

Le théorème se démontre dans le cas de matrices strictements positives. Si  $L$  n'est que primitive, alors  $L^k > 0$ . Le théorème est vrai pour  $L^k$ , et on déduit ensuite les éléments propres de  $L$  en fonction de ceux de  $L^k$ . L'hypothèse de primitivité est plus générale que celle de positivité stricte et permet d'utiliser le modèle dans des cas concrets.

Si la matrice n'est pas irréductible, l'unicité d'une valeur propre de module maximum n'est pas assurée, ni même l'existence d'une valeur propre non nulle, comme par exemple avec la matrice

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (7)$$

Si la matrice est irréductible mais pas primitive, le théorème de Perron-Frobenius reste valable sauf l'assertion *iv)* où l'inégalité stricte doit être remplacée par une inégalité au sens large et il peut exister plusieurs valeurs propres de module maximal. C'est le cas pour la matrice associé au graphe de la figure 3 (b). En ce qui concerne les applications de tels modèles, l'irréductibilité est assurée en éliminant les classes qui posent problèmes. Sauf cas singuliers, la primitivité est vérifiée pour les applications courantes des modèles de Leslie.

## 4 Dynamique asymptotique

### 4.1 Analyse mathématique

On considère les  $p$  valeurs propres de  $L$   $\lambda_1, \dots, \lambda_p \in \mathbb{C}$  ordonnées par modules décroissants, dans le cas où  $L$  est primitive. Le théorème de Perron-Frobenius assure qu'il existe une valeur propre dominante  $\lambda_1$  qui vérifie les propriétés suivantes :  $\lambda_1 \in \mathbb{R}$  et pour tout  $i \in \{2, \dots, p\}$ ,  $\lambda_1 > |\lambda_i|$ . On considère  $\mathbf{v}_1$  le vecteur propre positif associé à  $\lambda_1$  de norme 1.

Propriété : on a le résultat suivant :

$$\mathbf{n}_t = \lambda_1^t (c_1 \mathbf{v}_1 + \epsilon(t)), \quad (8)$$

où  $\epsilon(t)$  tend vers 0 quand  $t$  tend vers l'infini, et  $c_1$  est une constante qui dépend de la

condition initiale  $\mathbf{n}_0$ .

Démonstration : on se limitera ici à démontrer le théorème uniquement dans le cas où  $L$  est diagonalisable (dans  $\mathbb{R}$ ). Pour  $i \in \{2, \dots, p\}$  on considèrera des vecteurs propres  $\mathbf{v}_i$  associés aux valeurs propres  $\lambda_i$ . Alors  $(\mathbf{v}_1, \dots, \mathbf{v}_p)$  forme une base de  $\mathbb{R}^p$ . Il existe donc  $c_1, \dots, c_p \in \mathbb{R}$  tels que  $\mathbf{n}_0 = c_1 \mathbf{v}_1 + \dots + c_p \mathbf{v}_p$  et pour tout  $t \in \mathbb{N}$ , on a :

$$\mathbf{n}_t = L^t \mathbf{n}_0 \tag{9}$$

$$= c_1 L^t \mathbf{v}_1 + \dots + c_p L^t \mathbf{v}_p \tag{10}$$

$$= c_1 \lambda_1^t \mathbf{v}_1 + \dots + c_p \lambda_p^t \mathbf{v}_p \tag{11}$$

$$= \lambda_1^t \left( c_1 \mathbf{v}_1 + c_2 \frac{\lambda_2^t}{\lambda_1^t} \mathbf{v}_2 + \dots + c_p \frac{\lambda_p^t}{\lambda_1^t} \mathbf{v}_p \right). \tag{12}$$

Posons  $\epsilon(t) = c_2 \frac{\lambda_2^t}{\lambda_1^t} \mathbf{v}_2 + \dots + c_p \frac{\lambda_p^t}{\lambda_1^t} \mathbf{v}_p$ . On a bien  $\mathbf{n}_t = \lambda_1^t (c_1 \mathbf{v}_1 + \epsilon(t))$ . Pour tout  $i \in \{2, \dots, p\}$ ,  $\frac{\lambda_i^t}{\lambda_1^t}$  tend vers 0 lorsque  $t$  tend vers l'infini. On a donc  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \epsilon(t) = 0$  et on en déduit donc le résultat énoncé.

## 4.2 Interprétation

À l'instant  $t$ , la population totale vaut  $n_t = \|\mathbf{n}_t\|_1$ . Nous déduisons du théorème précédent que si la matrice de Leslie est primitive irréductible, nous avons les propriétés suivantes :

- $\forall i \in \{1, \dots, p\}, \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{n_{i,t+1}}{n_{i,t}} = \lambda_1$  ;
- $\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\mathbf{n}_t}{\lambda_1^t} = c_1 \mathbf{v}_1$ .

La première propriété décrit le comportement asymptotique de croissance. On tend en effet vers une croissance exponentielle (de type malthusien, comme dans le premier modèle évoqué). La deuxième propriété souligne que l'on tend vers une répartition constante des individus dans les différentes classes d'âge, indépendamment de la taille de la population. Cette répartition est appelée distribution stable. Ce taux de croissance asymptotique et cette distribution particulière dépendent uniquement de la matrice  $L$  : il s'agit de la valeur propre dominante et du vecteur propre normé associé. En particulier, ces éléments ne dépendent pas de l'état initial de la population  $\mathbf{n}_0$ . Même sans connaître les conditions initiales, il est possible de déterminer vers quelle distribution la population va tendre, et on peut également connaître la population totale après un certain nombre de pas de temps (à une constante multiplicative près).

## 4.3 Vitesse de convergence

On peut déterminer la vitesse de convergence vers la distribution stable. On déduit facilement à partir de l'équation (12) que

$$\left\| \frac{\mathbf{n}_t}{\lambda_1^t} - c_1 \mathbf{v}_1 \right\|_1 = O\left(\frac{|\lambda_2|^t}{\lambda_1^t}\right). \tag{13}$$

La vitesse de convergence dépend donc des deux valeurs propres de plus grands modules. Plus l'écart entre  $|\lambda_2|$  et  $\lambda_1$  est important, plus la convergence est rapide.

## 4.4 Équation de renouvellement

Il est possible d'exprimer  $n_{1,t}$  en fonction du passé, c'est-à-dire en fonction des valeurs prises par cet élément aux pas de temps précédents.

$$n_{1,t} = f_1 n_{1,t-1} + f_2 n_{2,t-1} + \cdots + f_p n_{p,t-1} \quad (14)$$

$$= f_1 n_{1,t-1} + s_1 f_2 n_{1,t-2} + \cdots + s_1 \dots s_{p-1} f_p n_{1,t-p}. \quad (15)$$

L'équation (15) est appelée "équation de renouvellement". Si l'on considère un vecteur propre  $\mathbf{v}$  associé à la valeur propre  $\lambda$ , on obtient :

$$\lambda^p v_1 = f_1 \lambda^{p-1} v_1 + s_1 f_2 \lambda^{p-2} v_1 + \cdots + s_1 \dots s_{p-1} f_p v_1, \quad (16)$$

soit encore

$$f_1 \lambda^{-1} + s_1 f_2 \lambda^{-2} + \cdots + s_1 \dots s_{p-1} f_p \lambda^{-p} = 1. \quad (17)$$

On pose  $R_0 = f_1 + s_1 f_2 + \cdots + s_1 \dots s_{p-1} f_p$ . Le paramètre  $R_0$  est appelé *taux net de reproduction*, ou taux de remplacement, et représente le nombre de descendants femelles par individu. Les situations possibles sont les suivantes :

- Si  $R_0 > 1$ , alors  $\lambda > 1$  (croissance de la population) ;
- Si  $R_0 = 1$ , alors  $\lambda = 1$  (population de taille constante) ;
- Si  $R_0 < 1$ , alors  $\lambda < 1$  (décroissance de la population).

Démonstration : posons  $h(x) = f_1 x^{-1} + s_1 f_2 x^{-2} + \cdots + s_1 \dots s_{p-1} f_p x^{-p}$ . La fonction  $h$  est strictement décroissante sur  $]0, +\infty[$ ,  $\lim_{x \rightarrow 0} h(x) = +\infty$  et  $\lim_{x \rightarrow +\infty} h(x) = 0$ . D'après le théorème de la valeur intermédiaire, il existe une unique valeur de  $x \in ]0, +\infty[$  (en l'occurrence  $\lambda$ ) qui vérifie  $h(x) = 1$ . Or  $h(1) = R_0$ . Donc si  $R_0 < 1$ ,  $\lambda < 1$ , si  $R_0 = 1$ ,  $\lambda = 1$  et si  $R_0 > 1$ ,  $\lambda > 1$ .

En pratique,  $R_0$  est souvent utilisé comme indicateur démographique à la place du taux de croissance. D'après l'INSEE, en France métropolitaine,  $R_0$  valait 0,956 en 2006. Cet indicateur ne doit pas être confondu avec le *taux brut de reproduction*, qui est le nombre de descendants femelles qu'aurait un individu qui resterait vivant jusqu'à la fin de sa période féconde. En France métropolitaine, ce taux était de 0,966 en 2006. Dans les pays industrialisés, on estime que ce taux doit être plus grand que 1,024 fille par femme pour que la population continue d'augmenter, compte tenu des taux de mortalité.

## 4.5 Temps moyen de génération

On définit le temps moyen de génération par

$$T = \sum_{i=1}^p i \frac{s_1 \dots s_{i-1} f_i}{R_0}. \quad (18)$$



235 Le rapport  $\frac{s_1 \dots s_{i-1} f_i}{R_0}$  représente la proportion de descendants engendrés par les individus de la classe d'âge  $i$ . En multipliant par l'âge  $i$  et en sommant sur les différentes classes d'âge, on obtient l'âge moyen auquel un individu aura ses descendants.

## 4.6 Lien entre $\lambda$ , $R_0$ et $T$

On peut donner une estimation de  $\lambda$  à partir de  $R_0$ . En faisant l'approximation que les individus ont tous leurs descendants en même temps à l'âge  $T$  et disparaissent juste après  
240 la reproduction, la population croît d'un facteur  $R_0$  après un temps  $T$  :

$$\lambda^T \|\mathbf{n}_0\|_1 = R_0 \|\mathbf{n}_0\|_1. \quad (19)$$

On en déduit l'approximation  $\lambda = R_0^{\frac{1}{T}}$ . La valeur exacte de  $\lambda$  est obtenue en résolvant l'équation (17). L'approximation est d'autant meilleure que  $R_0$  est proche de 1. On peut d'ailleurs retrouver ce résultat à partir de l'équation (17) en effectuant un développement  
245 limité lorsque  $\lambda$  est proche de 1.

## 4.7 Analyse de perturbations

L'analyse de sensibilité a pour but de déterminer l'influence d'une petite modification d'un élément de la matrice de Leslie sur la valeur propre dominante. Cela permet de prédire de quelle manière la dynamique de la population varie en cas de changement environnemental,  
250 de quantifier l'impact d'erreurs de mesures expérimentales, mais aussi de savoir sur quel facteur jouer en priorité pour permettre à une espèce de mieux se développer.

L'effet d'une modification de l'élément  $L_{ij}$  s'écrit  $s_{ij} = \partial\lambda/\partial L_{ij}$  (dérivée partielle de la valeur propre  $\lambda$  par rapport à l'élément  $L_{ij}$ ) et s'appelle la *sensibilité*. On peut déterminer cette valeur pour les éléments non nuls à partir de l'équation (17). Cependant, les éléments  
255 de la matrice n'ont pas toujours les mêmes ordres de grandeur. On utilise alors un autre indicateur, appelé *élasticité* :

$$e_{ij} = \frac{L_{ij}}{\lambda} \frac{\partial\lambda}{\partial L_{ij}}. \quad (20)$$

L'élasticité est une sensibilité proportionnelle, dans le sens où une petite perturbation sur  
260 un élément de  $L$  aura un effet sur  $\lambda$  proportionnel à cette perturbation.

## 5 Application

On considère une population de saumons avec trois classes d'âge (d'une durée d'un an chacune). Le taux de survie des saumons est de 53% pour la première classe d'âge, et de 22% pour la deuxième. Chaque femelle dans les deuxième et troisième classes d'âge donne  
265 naissance respectivement à 4 et 5 autres femelles. La matrice de Leslie correspondant à ce modèle est la suivante :

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 5 \\ 0,53 & 0 & 0 \\ 0 & 0,22 & 0 \end{pmatrix}. \quad (21)$$

270 On considère une population initiale composée de 12 femelles saumons dans chacune des classes d'âge, pour une population totale de 36 femelles :

$$\mathbf{n}_0 = \begin{pmatrix} 12 \\ 12 \\ 12 \end{pmatrix}. \quad (22)$$

275 L'évolution de la population est représentée sur la figure 4. Il apparaît clairement que la population croît de manière exponentielle après une période transitoire. La population totale suit alors une dynamique de croissance malthusienne.

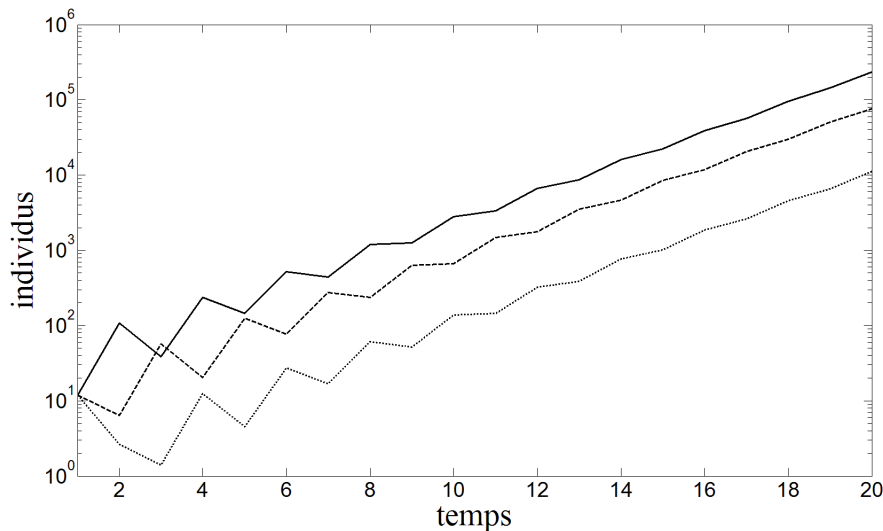


FIGURE 4 – Évolution de la population pour la classe 1 (trait plein), la classe 2 (tirets) et la classe 3 (pointillés). Le nombre d'individus est représenté en échelle logarithmique.

La figure 5 illustre le fait que l'on tend vers une distribution limite composée approximativement de 72% d'individus dans la classe 1, 24% dans la classe 2 et 4% dans la classe 3.

280 Les valeurs propres de  $L$  sont 1,5778,  $-1,2918$ ,  $-0,2860$ . La valeur propre dominante est donc  $\lambda = 1,5778$ , et le vecteur propre normé associé est  $\mathbf{v} = (0,723; 0,243; 0,034)$ . On peut déterminer les taux de croissance d'un pas de temps à l'autre. Ce taux n'est pas constant, mais il tend asymptotiquement pour toutes les classes d'âge vers une même valeur qui est la valeur propre dominante de la matrice. Le taux de croissance d'un pas de temps à l'autre est présenté tableau 1.

285 De même, la distribution des individus est présentée sur le tableau 2. Il apparaît que cette distribution tend vers le vecteur propre normé associé à la valeur propre dominante. On détermine à l'aide des valeurs propres la vitesse de convergence vers la distribution stable :  
 290  $\mathbf{n}_t = \mathbf{n}_0 + O(0,82^t)$ .

On trouve également un taux net de reproduction  $R_0 = 2,70$ . On peut donc déduire de ces différents résultats que la population est viable. Le taux brut de reproduction est de

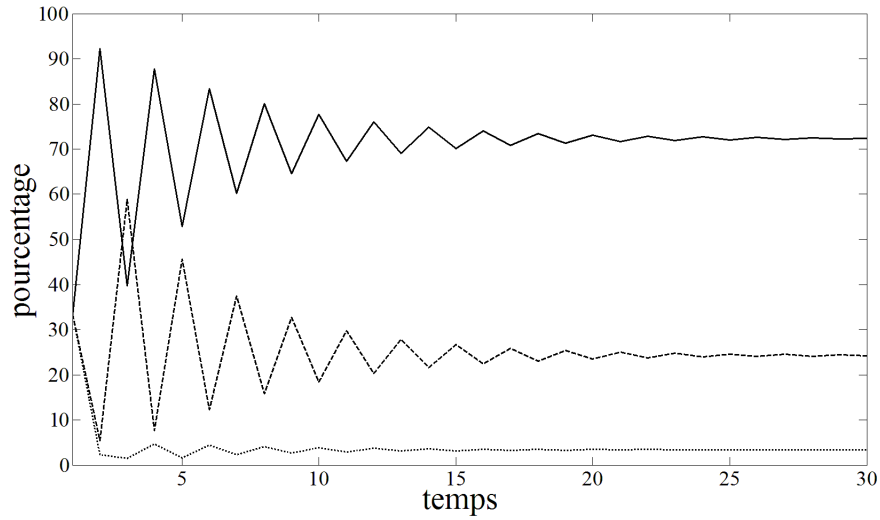


FIGURE 5 – Répartition en pourcentage des individus entre les classes 1 (trait plein), 2 (tirets) et 3 (pointillés).

$t$	1	2	3	4	...	48	49	50
$\frac{n_{1,t+1}}{n_{1,t}}$	9,0000	0,3578	6,1065	0,6140	...	1,5776	1,5780	1,5777
$\frac{n_{2,t+1}}{n_{2,t}}$	0,5300	9,0000	0,3578	6,1065	...	1,5781	1,5776	1,5780
$\frac{n_{3,t+1}}{n_{3,t}}$	0,2200	0,5300	9,0000	0,3578	...	1,5775	1,5781	1,5776

TABLE 1 – Évolution du taux de croissance au cours du temps pour chacune des classes d'âge.

$t$	1	2	3	4	...	48	49	50
$\frac{n_{1,t}}{n_t}$	0,3333	0,9231	0,3972	0,8771	...	0,7232	0,7232	0,7232
$\frac{n_{2,t}}{n_t}$	0,3333	0,0544	0,5884	0,0761	...	0,2429	0,2430	0,2429
$\frac{n_{3,t}}{n_t}$	0,3333	0,0226	0,0144	0,0468	...	0,0339	0,0339	0,0339

TABLE 2 – Évolution au cours du temps de la répartition des individus parmi les trois classe d'âge.

9. Une femelle a en moyenne ses descendants au bout de  $T = 2,22$  ans. On obtient une approximation du taux de croissance asymptotique  $\lambda$  avec  $R_0^{\frac{1}{T}} = 1,5644$ .

295 Le tableau 3 présente les sensibilités et élasticités. Il montre qu'un changement dans le taux de survie a plus d'influence qu'un changement dans la fécondité. Si on diminue  $f_2$  de 0,1,  $\lambda$  devient 1,56212, soit un changement de 0,0157. Si on diminue  $s_1$  de 0,1,  $\lambda$  devient 1,43190, soit un changement de 0,14591. Cependant, la colonne "élasticité" montre qu'un changement de  $f_3$  ou de  $s_2$  dans les mêmes proportions auront un effet comparable. Les  
300 valeurs d'élasticité du tableau 3 montrent que s'il est difficile de mesurer expérimentalement les paramètres du modèle, il vaut mieux s'efforcer d'obtenir une bonne précision pour  $s_1$  que pour  $s_2$ .

Éléments	Sensibilité	Élasticité
$f_2$	0,1564	0,3964
$f_3$	0,0218	0,0691
$s_1$	1,3857	0,4655
$s_2$	0,4955	0,0691

TABLE 3 – Sensibilités et élasticités.

## 6 Conclusion

La dynamique asymptotique donnée par les modèles de Leslie peut être critiquable car elle  
305 ne prend pas en compte la limitation des ressources, elle devient donc peu réaliste lorsque la population devient très importante. C'est pourtant cette dynamique asymptotique qui permet de prédire la viabilité d'une population. En effet, comme les caractéristiques de cette dynamique asymptotique sont indépendantes des conditions initiales, c'est le taux de croissance asymptotique qui détermine si la population survit ou s'éteint. Dans certains  
310 cas, les matrices de Leslie peuvent ne pas être un descripteur approprié : en particulier lorsque l'âge est difficile ou impossible à estimer, ou quand l'âge n'est pas relié directement aux paramètres démographiques. Par exemple, certains arbres en forêt non gérée peuvent rester plusieurs années au stade de plantule. Le passage dans la classe des arbres adultes reproducteurs se fait lorsqu'une clairière se crée et permet à la lumière de pénétrer dans le  
315 sous-bois, et non à un âge fixe de la plantule.